

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-4

Оригинальное исследование

Оценка основных хозяйственно ценных признаков гибридов репчатого лука (*Allium cepa* L.), полученных на основе удвоенных гаплоидов

Е.А. Чередниченко¹✉, С.Ф. Гавриш², А.Ф. Першин¹, М.В. Будылин²

Аннотация: Производство удвоенных гаплоидов (DH) – эффективный инструмент создания гомозиготных линий репчатого лука, которые трудно получить путем самоопыления из-за их двухлетнего цикла размножения, высокой гетерозиготности и сильной инбредной депрессии. Успешное производство и использование DH-линий в селекции все еще значительно отстает от ожиданий селекционеров из-за низкой эффективности гиногенеза у этого вида. К основным ограничениям относятся значимые различия в отзывчивости донорских материалов на индукцию гиногенеза, трудности, возникающие в процессе удвоения хромосом, и низкая выживаемость дигаплоидных линий по причине экспрессии у них летальных генов. Целью работы стала характеристика гибридов репчатого лука, полученных на основе удвоенных гибридов, по основным хозяйственно ценным признакам: форма и масса луковицы, окраска, толщина и сцепление сухих чешуй, содержание сахаров, урожайность, степень сохранности, поражение фузариозной гнилью. Удвоенные гаплоиды репчатого лука получены методом гиногенеза в лаборатории биотехнологии селекционного центра «Гавриш» на основе методических рекомендаций С.Г. Монахоса и коллег (2014). Гибриды, созданные на основе DH-линий репчатого лука, высажены в открытый грунт и выращены по общепринятой для зоны технологии на участке селекционного центра «Гавриш» (Крымск, Краснодарский край). С целью подбора высокоэффективных гибридных комбинаций и создания гибридов F₁ полученные и отобранные DH-линии включали в гибридизацию с лучшими стерильными линиями. Далее полученные гибридные комбинации сравнивали с общепринятым для зоны стандартом. Установлено, что гибриды на основе DH-линий по урожайности и размеру луковиц не могут конкурировать со стандартом, урожайность всех гибридов достоверно не превышала стандарт, а масса луковицы была более чем в 1.5 раза ниже. Однако гибридные комбинации на основе DH-линий имеют более выровненные массу и форму луковицы.

Ключевые слова: лук репчатый; *Allium cepa* L.; DH-технологии; гиногенез; гетерозисные гибриды; сортоиспытание; коэффициент вариации.

Для цитирования: Чередниченко Е.А., Гавриш С.Ф., Першин А.Ф., Будылин М.В. Оценка основных хозяйственно ценных признаков гибридов репчатого лука (*Allium cepa* L.), полученных на основе удвоенных гаплоидов. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;10(1):29-34. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-4

Original article

Evaluation of the main economically valuable characteristics of onion hybrids (*Allium cepa* L.) obtained on the basis of doubled haploids

Е.А. Cherednichenko¹✉, S.F. Gavrish², A.F. Pershin¹, M.V. Budylin²

Abstract: The technology of production of doubled haploids (DH) is an effective tool for obtaining homozygous lines in onions, which are difficult to obtain by self-pollination due to their two-year breeding cycle, high heterozygosity and severe inbred depression. The successful production and use of DH lines in breeding still lags far behind the expectations of breeders due to the low efficiency of gynogenesis in this species. The main obstacles to success are: high differences in the responsiveness of donor materials to the induction of gynogenesis, difficulties arising in the process of chromosome doubling and low survival of dihaploid lines in general, due to the expression of lethal genes in them. The aim of the work was to characterize onion hybrids obtained on the basis of doubled hybrids according to the main economically valuable characteristics: the shape and weight of the bulb, color, thickness and adhesion of

¹ ООО «Крымский селекционный центр «Гавриш», Крымск, Россия
Ltd "Crimean breeding center "Gavrish", Krymsk, Russia

² ООО «Научно-исследовательский институт селекции овощных культур», Москва, Россия
Ltd "Research Institute of Vegetable Crop Selection", Moscow, Russia

 elena06031991@mail.ru

 © Чередниченко Е.А., Гавриш С.Ф., Першин А.Ф., Будылин М.В., 2024

dry scales, sugar content, yield, degree of preservation, defeat of fusarium rot. Doubled onion haploids were obtained by gynogenesis on the basis of the biotechnology laboratory of the Gavriush Breeding Center based on the methodological recommendations of S.G. Monakhos et al. (2014). Hybrids obtained on the basis of onion DH lines were planted in the open ground and grown according to the technology generally accepted for the zone at the site of the Gavriush breeding center (Krymsk, Krasnodar Territory). In order to select highly effective hybrid combinations and create F1 hybrids, the obtained and selected DH lines were included in hybridization with the best sterile lines. Further, the resulting hybrid combinations were compared with the standard generally accepted for the zone. In the course of the study, it was found that hybrids based on DH lines cannot compete with the standard in terms of yield and bulb size, the yield of all hybrids did not significantly exceed the standard, and the bulb weight was more than 1.5 times lower. However, hybrid combinations based on DH lines are more aligned in bulb weight and bulb shape.

Key words: onion; *Allium cepa* L.; DH-technologies; gynogenesis; heterosis hybrids; variety testing; coefficient of variation.

For citation: Cherednichenko E.A., Gavriush S.F., Pershin A.F., Budylin M.V. Evaluation of the main economically valuable characteristics of onion hybrids (*Allium cepa* L.) obtained on the basis of doubled haploids. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;10(1):29-34. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-4 (in Russian)

Введение

Производство удвоенных гаплоидов (DH) – эффективный инструмент создания гомозиготных линий репчатого лука (*Allium cepa* L.), которые трудно получить путем самоопыления из-за их двухлетнего цикла размножения, высокой гетерозиготности и сильной инбредной депрессии. Инбредная депрессия представляет серьезную проблему для лука: влияет на рост растений, размер луковицы, количество соцветий, содержание сахара и калия в цветочном нектаре, а также жизнеспособность пыльцы и семенную продуктивность. Как правило, инбредные линии лука, полученные традиционным способом, являются гомозиготными лишь частично из-за ограниченного числа циклов самоопыления вследствие негативного влияния инбредной депрессии (Jakše et al., 2010).

Сегодня единственная результативная технология получения удвоенных гаплоидов репчатого лука – это гиногенез. Гаплоидные растения лука были получены из неоплодотворенных семяпочек, которые развивались внутри цветочных бутонов на питательной среде *in vitro* (Монахос и др., 2014; Khar et al., 2019). Хотя получение удвоенных гаплоидов лука посредством гиногенеза зарегистрировано более двух десятилетий назад, успешное производство и использование DH-линий в селекции все еще значительно отстает от ожиданий селекционеров из-за низкой эффективности технологии у этого вида (Fayos et al., 2015; Alan, 2021). Основные ограничения включают значимые различия в реакции донорских материалов на индукцию гиногенеза, трудности, возникающие в процессе удвоения хромосом, и низкую выживаемость дигаплоидных линий по причине экспрессии у них летальных генов (Martínez et al., 2000; Jakše et al., 2010; Murovec, Bohanec, 2012).

Методы получения гаплоидных растений лука постоянно совершенствуются (Badu et al., 2017). Предпринято много усилий для повышения эффективности протокола, главным образом путем тестирования различных составов сред (Jakše et al., 2010; Murovec, Bohanec, 2012; Fayos et al., 2015; Jose, 2015; Khar et al., 2019). Отмечено, что у растений-доноров, выращенных в полевых условиях, процент индукции эмбриогенеза был выше, чем у растений, полученных в специальных камерах выращивания (Fayos et al., 2015). Также определено, что гибриды более отзывчивы к эмбриогенезу, чем сорта (Khar et al., 2019).

Удвоение хромосом на стадии *in vitro* препятствует получению DH-линий. Успех этого этапа зависит от типа ис-

пользуемых эксплантов и антимиотического средства. J. Murovec и B. Bohanec (2012) в своем протоколе предлагали использовать колхицин в качестве антимиотического средства. В других исследованиях сравнение воздействия колхицина, трифлуралина, оризалина и ампирфосметила показало, что колхицин был наименее эффективен при удвоении хромосом, а трифлуралин и оризалин приводили к более высокой гипергидратации (Jakše et al., 2010; Murovec, Bohanec, 2012; Singh et al., 2018; Khar et al., 2019; Hooghvorst, Nogués, 2021; Seguí-Simarro et al., 2021).

Так, методом гиногенеза были получены DH-линии: линии с красной окраской сухих чешуй показали лучшие результаты размера и веса луковиц в сравнении с донорами, в то время как DH-линии с желтой и белой окраской сухих чешуй существенно не отличались от доноров (Alan et al., 2017). P.T. Hyde и коллеги (2012) полученные DH-линии использовали в качестве опылителей при скрещивании с материнскими линиями. Всего было создано 16 гибридов. Полученные гибридные комбинации сравнивали с коммерческими гибридами по морфологическим и хозяйственно ценным признакам (сила роста, период вегетации, качество луковиц, выровненность, урожайность). Средний вес луковиц у гибридов DH значительно варьировал, составив от 82 до 113 г. Тем не менее у большинства гибридов на основе DH-линий наблюдалась тенденция большей однородности формы луковиц по сравнению с контрольными коммерческими гибридами. Авторы предложили расширить тестирование гибридов, полученных на основе DH-линий, так как в опыте были использованы только две материнские линии.

DH-линии часто и эффективно применяют в генетических исследованиях луковых культур, так как уточняются генетические карты *Allium*: не идентифицированы многие гены, контролирующие тот или иной селекционный признак, не изучен размах изменчивости и характер наследования признаков (Murovec, Bohanec, 2012; Seguí-Simarro et al., 2015; Khosa et al., 2016; Alan, 2021; Fujito et al., 2021). Отчасти это связано с биологической природой лука и огромным размером его генома (16.3 Гб) (Singh et al., 2018). В дальнейшем секвенирование генома и геномное редактирование откроют новые области применения методов быстрой селекции лука (Khar, Singh, 2020).

Целью представленной работы стали сравнительная характеристика гибридов репчатого лука, полученных на основе удвоенных гибридов, по таким хозяйственно ценным

признакам, как форма и масса луковицы, окраска, толщина и сцепление сухих чешуй, содержание сахаров, урожайность, степень сохранности, поражение фузариозной гнилью, а также определение степени выравненности формы и массы луковицы.

Материалы и методы

Растительный материал. Ранее нами получены ДН-растения репчатого лука (Чередниченко и др., 2022). Для дальнейшей работы отобраны образцы с комплексом селекционно ценных признаков: коричневой окраской сухих чешуй, округлой формой луковицы, толстыми сухими чешуями, хорошо сцепленные между собой и с высокой степенью сохранности. Всего отобраны три маточные луковицы: ДН-растение 1, ДН-растение 3, полученные из образца «Эленка», и ДН-растение 6, полученное из образца «Супер нова». В качестве материнских форм при скрещивании с ДН-растениями отобраны перспективные стерильные линии на основе ЦМС: BC₂ (Benefit × Leon) и BC₂ (Katinka × Elenka), ранее полученные в лаборатории селекции луковых культур и сочетающие необходимый набор признаков (Чередниченко, 2022).

Развитие семенных ДН-растений и их опыляющая способность. В апреле 2021 г. отобранные маточные луковицы высажены для получения инбредных семян и гибридизации со стерильными линиями. В мае у полученных линий началось формирование стрелки, а в июне – цветение. ДН-растение 1 и ДН-растение 6 сформировали цветоносы и семена, тогда как у ДН-растения 3 наблюдались редуцированные бутоны, которые не образовывали пыльцу. Поэтому инбридинг и гибридизация со стерильными формами проведены только с участием двух фертильных ДН-растений 1 и 6, которые относятся к разным генотипам.

Для создания более благоприятных условий опыления все образцы были выкопаны и перенесены в закрытое от прямых солнечных лучей помещение. Далее на каждую гибридную комбинацию был надет изолятор, внутрь которого для улучшения качества опыления были помещены куколки мух, применение которых эффективнее ручного опыления (с помощью перьевых кисточек). Во избежание смешивания семян после завершения цветения стерильное растение и ДН-растение-опылитель были разделены, на каждое был надет изолятор для дальнейшего созревания семян. Через два месяца получены семенные потомства от гибридных комбинаций (F₁) и инбридинга (R₀).

Оценка гибридов репчатого лука, полученных на основе ДН-линий. Весной 2022 г. полученные гибридные комбинации и инбредные потомства линий-опылителей высажены через рассаду в открытый грунт в фазе двух настоящих листьев по схеме: 15 + 15 + 15 + 45 × 7 см. Далее все технологические мероприятия по уходу за растениями проводили по общепринятой технологии, как и при безрассадном способе выращивания (Пивоваров, 2007; Литвинов, 2008).

За все время вегетации выполняли фенологические наблюдения, морфологическое описание и биометрические измерения, руководствуясь «Методикой проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность» (2000). Для этого в каждом образце выделяли 10 типичных

растений на каждой делянке, на которых проводили измерения.

Убирали репчатый лук также вручную – в фазе технологической спелости, при полном формировании луковицы, массовом полегании листвы, приобретении характерной для сорта окраски у сухих чешуй (Пивоваров, 2007; Литвинов, 2008). Учет урожайности определяли поделочно-весовым методом. Учет хранения луковиц выполняли с использованием «Методики государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур» (2015). Лежкость испытуемых образцов лука оценивали в период осеннего хранения. Учитывали число пораженных (гнилых) и проросших луковиц, параллельно определяя содержание сахаров (растворенных веществ по шкале Вrix на рефрактометре) в сохранившихся луковицах без признаков поражения. По проценту сохранившихся луковиц судили об устойчивости к хранению (лежкости) и ценности образца.

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили на персональном компьютере с использованием пакета прикладных программ Microsoft Excel (Microsoft Corp., США).

Результаты и обсуждение

В 2021 г. в лаборатории луковых культур с целью подбора высокоэффективных гибридных комбинаций и создания гибридов F₁ отобранные ДН-линии включали в гибридизацию с лучшими стерильными линиями. Полученные гибридные комбинации сравнивали с общепринятым для зоны стандартом.

В России более 90 % урожая приходится на желтый и коричневый лук, всего 10 % составляют красные и белые сорта. Товаропроизводители предпочитают сорта с золотисто-коричневой окраской. Округлая форма луковицы является преимущественной, так как обеспечивает максимальный выход продукции с единицы площади и наиболее востребована у населения. Такой признак, как твердость чешуй (их толщина, количество и сцепленность), имеет определяющее значение в процессе уборки и хранения луковиц. Очевидно, что чем тверже сухие чешуи, тем менее травмированно будет происходить уборка.

Сорта репчатого лука по вкусовым качествам делят на три группы: сладкие, полуострые и острые. Они различаются содержанием сухого вещества, сахара и эфирных масел. В остром луке этих веществ больше: сухого вещества – 15–22 %, сахара – 9–13 %, эфирных масел – 55–155 мг%. В сладком луке сухого вещества – 8–13 %, сахара – 5–7 %, эфирных масел – 15–20 мг%. Полуострые сорта занимают промежуточное между острыми и сладкими сортами положение по указанным признакам (Пивоваров и др., 2001). В своих исследованиях мы определяли только содержание сахара, используя рефрактометр.

Гибридные комбинации, полученные на основе линий удвоенных гаплоидов, имели округлую форму луковицы (табл. 1), как и стандарт, однако у них отмечен более низкий коэффициент вариации по этому признаку за счет большей однородности. При этом наиболее выровненным являлся гибрид на основе линии Super nova-ДН 6. Все исследуемые образцы имели высокую степень прилегания сухих чешуй,



Рис. 1. F₁ (BC₂ (Benefit × Leon) × Elenka-DH 1))
Fig. 1. F₁ (BC₂ (Benefit × Leon) × Elenka-DH 1))



Рис. 2. F₁ (BC₂ (Katinka × Elenka) × Super nova-DH 6))
Fig. 2. F₁ (BC₂ (Katinka × Elenka) × Super nova-DH 6))

Таблица 1. Характеристика гибридных комбинаций репчатого лука на основе ДН-линий (Крымск, 2022 г.)

Table 1. Characteristics of hybrid onion combinations based on DH-lines (Krymsk, 2022)

Образец	Форма луковицы	Индекс формы луковицы	Коэффициент вариации, Cv %	Окраска сухих чешуй	Толщина сухих чешуй, балл	Сцепление сухих чешуй, балл	Содержание сахаров, °Bx
F1 Дайтона, st.	Округлая	1.0	9.8	Коричневая	7	7	10
F ₁ (BC ₂ (Benefit × Leon) × Elenka-DH 1))	Округлая	1.0	6.4	Коричневая	5	7	10
F ₁ (BC ₂ (Katinka × Elenka) × Super nova-DH 6))	Округлая	1.0	5.8	Коричневая	5	7	9

коричневую окраску и полуострый вкус, как и стандарт, при этом меньшую в отличие от стандарта толщину сухих чешуй. По содержанию сахара все образцы являлись острыми, при этом гибрид на основе линии Elenka-DH 1 соответствовал стандарту, незначительные отличия наблюдались у гибрида, у которого в качестве отцовской линии использовали Super nova-DH 6.

Так, гибридные комбинации, полученные на основе линий удвоенных гаплоидов, имели прочные, хорошо сцепленные между собой сухие чешуи и насыщенную коричневую окраску (рис. 1, 2).

На Юге России среди заболеваний репчатого лука широко распространен фузариоз, что свидетельствует о необходимости усиления селекции на устойчивость к данной болезни. Репчатый лук поражается в поле в период вегетации, особенно при несоблюдении агротехнических приемов и севооборотов. В результате заражения поражаются зеле-

ные листья – они преждевременно увядают и высыхают, вследствие чего луковица не может набрать максимальную массу, что существенно снижает урожайность. Далее патоген попадает в луковицу и продолжает развиваться в процессе хранения лука. В результате этого возможен большой отход из-за гнили (Ахатов и др., 2013). Для оценки степени поражения фузариозом использовали пятибалльную шкалу и деление на слабую, среднюю и сильную степень поражения растений. Степень поражения репчатого лука фузариозом: слабая – поражение 25 % листьев, средняя – поражено 25–50 % листьев, сильная – поражено более 50 % листьев.

Все полученные гибридные комбинации по урожайности и размеру луковиц не могли конкурировать со стандартом, урожайность всех гибридов достоверно не превышала стандарт, а масса луковицы была более чем в 1.5 раза ниже (табл. 2). Однако гибридные комбинации на основе ДН-линий являлись более выровненными по массе лукови-

Таблица 2. Результаты оценки гибридных комбинаций репчатого лука, полученных на основе ДН-линий, по признакам «масса луковицы» и «урожайность» (Крымск, 2022 г.)

Table 2. The results of the evaluation of hybrid combinations of onions obtained on the basis of DH-lines, according to the characteristics of bulb weight and yield (Krymsk, 2022)

Образец	Средняя масса луковицы, г $X = X \pm Sd$	Коэффициент вариации, Cv %	Общая урожайность, кг/м ²	Товарная урожайность		Степень сохранности, %	Поражение фузариозной гнилью, балл
				кг/м ²	%		
F ₁ Дайтона, st.	122.4 ± 8.6	30.4	6.8	6.5	96	96	2
F ₁ (BC ₂ - (Benefit × Leon) × × Elenka-DH 1))	80.4 ± 6.4	21.0	5.0	4.8	95	90	2
F ₁ (BC ₂ (Katinka × Elenka) × × Super nova-DH 6))	60.9 ± 7.0	18.7	3.8	3.7	97	94	3
НСР ₀₅			1.0	0.8		14	

Примечание. 2 балла – поражено до 25 %, 3 балла – от 25 до 50 % поверхности листьев

цы – на 9.4 и 11.7 % соответственно. Наши результаты соответствуют выводам, сделанным Р.Т. Нуде с коллегами (2012).

По степени сохранности достоверных отличий не обнаружено, все образцы оказались на высоком уровне, более 90 % (см. табл. 2).

Гибрид на основе линии Elenka-DH 1 показал лучшие результаты массы луковицы, урожайности и устойчивости к фузариозной гнили, но выровненность по массе луковицы и степень сохранности оказались ниже в сравнении с гибридом, в котором в качестве отцовской формы использовали линию Super nova-DH 6.

Заключение

Для эффективной селекционной работы необходимо значительное количество ДН-линий. Нужны миллионы высаженных бутончиков, так как в среднем из 100 тыс. получают всего ~50 гаплоидных эмбриоидов, из которых только три проходят все этапы получения ДН-линий и пригодны для создания гибридов в качестве линий-опылителей. На каждой стадии производства гибнет много материала: на начальном этапе характерна низкая отзывчивость генотипов, большие потери вызваны заражением бутончиков болезнями и вредителями в течение нескольких недель при выращивании на питательных средах, дальнейшие потери связаны с обработкой антимитотическими препаратами с целью удвоения хромосом, низким выходом удвоенных гаплоидов (~50–60 %), а также гибелью растений в процессе акклиматизации и при выращивании в открытом грунте.

Такой небольшой выход конечной продукции обусловлен самой природой удвоенных гаплоидов: при общем количестве генов у лука более 27 тыс. создание гомозиготной линии, полностью лишенной летальных и полуметальных аллелей, которые не экспрессируются в гетерозиготном состоянии, происходит с частотой не более чем 1/14000 (отношение числа полученных линий к числу посаженных бутончиков). Однако скорость создания гомозиготных отцовских форм гибридов при таком подходе повышается в 5–6 раз.

Следует увеличить объем работ, так как для получения гетерозисных гибридов требуется проанализировать много линий и отобрать лучшие по хозяйственно ценным признакам с высокой комбинационной способностью, что в свою очередь значительно увеличивает финансовые и трудовые затраты.

Список литературы / References

- Ахатов А.К., Ганнибал Ф.Б., Мешков Ю.И., Джалилов Ф.С., Чижов В.Н., Игнатов А.Н., Полищук В.П., Шевченко Т.П., Борисов Б.А., Стройков Ю.М., Болшапкина О.О. Болезни и вредители овощных культур и картофеля. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2013
[Akhatov A.K., Hannibal F.B., Meshkov Yu.I., Jalilov F.S., Chizhov V.N., Ignatov A.N., Polishchuk V.P., Shevchenko T.P., Borisov B.A., Stroikov Yu.M., Boloshapkina O.O. Diseases and pests of vegetable crops and potatoes. Moscow: Association of Scientific Publications of the KMK Publ., 2013 (in Russian)]
- Литвинов С.С. Научные основы современного овощеводства. М.: Россельхозакадемия, ВНИИО, 2008
[Litvinov S.S. Scientific foundations of modern vegetable growing. M.: Russian Agricultural Academy, VNIIO Publ., 2008 (in Russian)]
- Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. М., 2015
[Methodology of state variety testing system of agricultural crops. Moscow, 2015 (in Russian)]
- Методика проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность. Лук репчатый (*Allium cepa* L.) и лук шалот (*Allium ascalonicum* L.). В: Официальный бюллетень Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений. 2000;7:528-547
[Methods of conducting tests for distinctness, uniformity and stability. Onion (*Allium cepa* L.) and shallot (*Allium ascalonicum* L.). In: Official bulletin of the State Commission of the Russian Federation for testing and protection of breeding achievements. 2000;7:528-547 (in Russian)]
- Монахос С.Г., Монахос Г.Ф., Богданова В.Д., Ветчинкина Е.М. Создание чистых линий – удвоенных гаплоидов лука репчатого (*Allium cepa* L.) и селекция F₁ гибридов на основе современных методов биотехнологии. Методические указания. М., 2014
[Monakhos S. G., Monakhos G.F., Bogdanova V.D., Vetchinkina E.M. Creation of pure lines – doubled onion haploids (*Allium cepa* L.) and selection of F₁ hybrids based on modern methods of biotechnology. Methodical instructions. Moscow, 2014 (in Russian)]
- Пивоваров В.Ф. Селекция и семеноводство овощных культур М.: ВНИИССОК, 2007
[Pivovarov V.F. Breeding and seed production of vegetable crops. Moscow: VNISSOK Publ., 2007 (in Russian)]

- Пивоваров В.Ф., Ершов И.И., Агафонов А.Ф. Луковые культуры. М.: ВНИИССОК, 2001
[Pivovarov V.F., Ershov I.I., Agafonov A.F. Onion cultures. Moscow: VNISSOK Publ., 2001 (in Russian)]
- Чередниченко Е.А. Подбор и создание исходного материала лука репчатого (*Allium cepa* L.) для Южного региона РФ: дис. ... канд. с.-х. наук. М., 2022
[Cherednichenko E.A. Selection and creation of the source material of onion (*Allium cepa* L.) for the Southern region of the Russian Federation. Cand. Agricultural Sci. Diss. Moscow, 2022 (in Russian)]
- Чередниченко Е.А., Пивоваров В.Ф., Гавриш С.Ф., Першин А.Ф., Будылин М.В. Эффективность использования удвоенных гаплоидов в селекции лука репчатого (*Allium cepa* L.). *Овощи России*. 2022;(5):24-28. DOI.10.18619/2072-9146-2022-5-24-28
[Cherednichenko E.A., Pivovarov V.F., Gavrish S.F., Pershin A.F., Budilin M.V. Efficiency of using doubled haploids in onion breeding (*Allium cepa* L.). *Ovoshchi Rossii = Vegetable Crops of Russia*. 2022;(5):24-28. DOI.10.18619/2072-9146-2022-5-24-28 (in Russian)]
- Alan A.R. Doubled haploid onion (*Allium cepa* L.) production via *in vitro* gynogenesis. In: Seguí-Simarro J.M. (Ed.). *Doubled haploid technology. Methods in molecular biology*. Vol. 2287. New York: Humana, 2021;151-169. DOI 10.1007/978-1-0716-1315-3_6
- Alan A.R., Kaska A., Aslan E., Celebi-Toprak F.C. Turkish doubled haploid onion (*Allium cepa* L.) lines. In: *The 3rd International Symposium on EuroAsian Biodiversity, 05–08 July, 2017, Minsk, Belarus*. 2017;114
- Badu M., Tripathy B., Gouri S.S., Anil K.J. Role of doubled haploids in vegetable crop improvement. *J. Pharmacogn. Phytochem.* 2017;6(6):384-389
- Fayos O., Vallés M.P., Garcés-Claver A. Doubled haploid production from Spanish onion (*Allium cepa* L.) *germplasm: embryogenesis induction, plant regeneration and chromosome doubling*. *Front. Plant Sci.* 2015;6:384. DOI 10.3389/fpls.2015.00384
- Fujito S., Akyol T.Y., Mukae T., Wako T., Yamashita K., Tsukazaki H., Hirakawa H., Tanaka K., Mine Y., Sato S., Shigyo M. Construction of a high-density linkage map and graphical representation of the arrangement of transcriptome-based unigene markers on the chromosomes of onion, *Allium cepa* L. *BMC Genomics*. 2021;22(1):481. DOI 10.1186/s12864-021-07803-y
- Hooghvorst I., Nogués S. Chromosome doubling methods in doubled haploid and haploid inducer-mediated genome-editing systems in major crops. *Plant Cell Rep.* 2021;40(2):255-270. DOI 10.1007/s00299-020-02605-0
- Hyde P.T., Earle E.D., Mutschler M.A. Doubled haploid onion (*Allium cepa* L.) lines and their impact on hybrid performance. *Hort. Sci.* 2012;47(12):1690-1695. DOI 10.21273/HORTSCI.47.12.1690
- Jakše M., Hirschegger P., Bohanec B., Havey M.J. Evaluation of gynogenic responsiveness and pollen viability of selfed doubled haploid onion lines and chromosome doubling via somatic regeneration. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 2010;135(1):67-73. DOI 10.21273/JASHS.135.1.67
- Jose M.S.S. Editorial: doubled haploidy in model and recalcitrant species. *Front. Plant Sci.* 2015;6:1175. DOI 10.3389/fpls.2015.01175
- Khar A., Singh H. Rapid methods for onion breeding. In: Gosal S., Wani S. (Eds.). *Accelerated plant breeding*. Vol. 2. Cham: Springer, 2020;77-99. DOI 10.1007/978-3-030-47298-6_4
- Khar A., Islam S., Kalia P., Bhatia R., Kumar A. Present status of haploidy research in onion (*Allium cepa* L.) – A review. *Ind. J. Agric. Sci.* 2019;89(3):396-405. DOI 10.56093/ijas.v89i3.87608
- Khosa J.S., Lee R., Bräuning S., Lord J., Pither-Joyce M., McCallum J., Macknight R.C. Doubled haploid 'CUDH2107' as a reference for bulb onion (*Allium cepa* L.) research: development of a transcriptome catalogue and identification of transcripts associated with male fertility. *PLoS One*. 2016;11(11):e0166568. DOI 10.1371/journal.pone.0166568
- Martínez L., Agüero C., López M., Galmarini C. Improvement of *in vitro* gynogenesis induction in onion (*Allium cepa* L.) using polyamines. *Plant Sci.* 2000;156(2):221-226. DOI 10.1016/S0168-9452(00)00263-6
- Murovec J., Bohanec B. Haploids and doubled haploids in plant breeding. In: Abdurakhmonov I.Y. (Ed.). *Plant Breeding*. InTech. 2012;87-106. DOI 10.5772/29982
- Seguí-Simarro J.M., Jacquier N.M.A., Widiez T. Editorial: doubled haploidy in model and recalcitrant species. *Front. Plant Sci.* 2015;6:1175. DOI 10.3389/fpls.2015.01175
- Seguí-Simarro J.M., Jacquier N.M.A., Widiez T. Overview of *in vitro* and *in vivo* doubled haploid technologies. In: Seguí-Simarro J.M. (Ed.). *Doubled haploid technology. Methods in molecular biology*. Vol. 2287. New York: Humana, 2021;3-22. DOI 10.1007/978-1-0716-1315-3_1
- Singh D., Singh T., Singh R., Kumar R. Present status and future opportunities in onion research: A review. *Int. J. Chem. Stud.* 2018;6(1):656-665

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 26.09.2023. После доработки 30.11.2023. Принята к публикации 06.12.2023.